

LE PROBLÈME DE LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES HYDROSTACHYACÉES

par

WERNER RAUH et IRMGARD JÄGER-ZÜRN ¹

Institut de Botanique systématique de l'Université de Heidelberg

Les Hydrostachyacées sont une petite famille de Dicotylédones qui ne comprend qu'un seul genre, *Hydrostachys*. On admet que Madagascar constitue son centre de développement, puisque sur les 25 à 30 espèces connues aujourd'hui, 18 sont endémiques de Madagascar, tandis que les autres — à une exception près — sont distribuées dans l'hémisphère Sud, en Afrique tropicale et extra-tropicale. La famille ne comprend exclusivement que des plantes aquatiques, à exigences écologiques particulières : elles vivent submergées sur des rochers morcelés dans les torrents de montagne, et de préférence dans les rapides et les chutes. Ce n'est que pendant la saison sèche, quand le débit du cours d'eau est faible, que ces plantes émergent et parviennent alors en quelques jours à la floraison.

Elles se rapprochent beaucoup dans leur mode de vie des Podostémacées, une famille également remarquable, distribuée aussi à Madagascar et en Afrique, mais également en Asie et dans le Nouveau Monde ; la plupart des auteurs considèrent les Hydrostachyacées comme les plus proches parentes des Podostémacées, et même comme leurs descendantes.

Il faut sans doute aussi mettre au compte des conditions identiques de station les traits communs entre les deux groupes, habituels en ce cas ; ils consistent, dans la structure des feuilles aquatiques divisées et agitées dans le courant, qui sont pourvues de nombreuses émergences ; des racines à crampons dorsiventrals ; dans la formation de stolons, comme dans les réductions portant sur les fleurs. Ces dernières avaient justement, jusqu'à présent, rendu très difficile le classement systématique des Hydrostachyacées en raison du faible nombre de caractères disponibles. C'est pour cette raison que des arguments embryologiques ont été utilisés en complément pour le groupement systématique par MAURITZON (1933, 1939). Les uns et les autres ont fourni pour les représentants de ces deux familles des caractères communs comme le pistil à deux carpelles supères, les styles libres, le fruit capsulaire à nombreuses graines très petites, développées à partir d'ovules anatropes

1. Les auteurs remercient le Prof. Dr. J. LEANDRI pour la traduction en français.

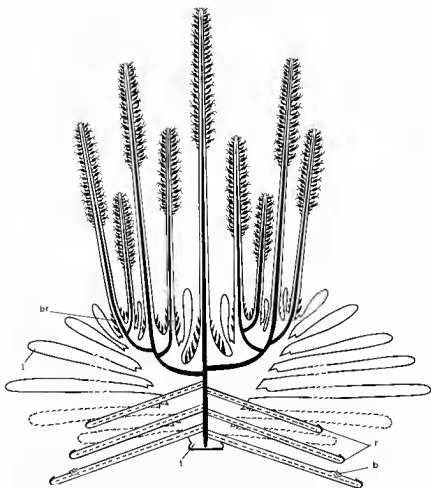


Fig. 1 — Représentation schématique des formes de croissance des *Hydrostachys* : pied ♀ : l, axe principal, terminé à la base par un disque plat; r, racines adventives, avec un bourgeon radical b; f, feuille; br, bractée.

léninucellés; comme un haustorium suspenseur (PALM, 1915). Ce dernier ayant été constaté aussi chez plusieurs Crassulacées, une parenté plus étroite des Hydrostachyacées avec celles-ci et avec les Podostémacées paraissait évidente. En outre, des analogies entre le diagramme floral des Podostémacées primitives et celui des Saxifragacées, famille rapprochée des Crassulacées, avaient déjà été trouvées antérieurement (WAR-MING, 1888, 1891). *La plupart des auteurs considèrent aujourd'hui, en conséquence, que les Hydrostachyacées et les Podostémacées sont étroitement alliées entre elles, et rangent les unes et les autres dans l'ordre des Rosales*

(PERRIER DE LA BÂTHIE 1952; voir la bibliographie plus récente dans RAUH et JÄGER-ZURN, 1966). Seulement un petit nombre d'auteurs, comme ENGLER (1930) et SCHNARF (1931) ont tenu les caractères communs aux deux familles pour des caractères de convergence conditionnés par le mode de vie submergé, et leur accordent une signification moins importante qu'aux différences entre Podostémacées et Hydrostachyacées. Parmi ces dernières, la constitution du périanthe et surtout les particularités embryologiques sont les plus à considérer. Plus tard, il a aussi été proposé de ranger les Hydrostachyacées près des Hamamélidales, des Polycarpiques (Ranales), des Sarracéniales, des Umbelliflores, des Pipérales. Comme le montre cette vue d'ensemble, les *Hydrostachyacées* sont donc une famille de position systématique franchement équivoque, et des connaissances plus exactes sur elle seraient donc vivement à désirer.

Des recherches sur les *Hydrostachys* visant à des conclusions systématiques devaient en premier lieu et surtout être étendues aux diagrammes, floral et « embryologique » (SCHNARF, 1933), d'abord afin de contrôler les données pleines de lacunes de la bibliographie, ensuite parce qu'en général les caractères tirés de la partie fertile sont des plus conservateurs, ou tout au moins ne peuvent être altérés que par des conditions extrêmes de milieu. C'est par ces caractères qu'on peut espérer trouver l'explication de la position systématique de la famille.

Quelques mots pour commencer sur la morphologie des Hydrostachyacées. Le genre *Hydrostachys*¹ est formé de plantes dioïques entièrement à rosette (fig. 1). Leur corps axile immergé est dépourvu de racine principale et il est élargi en un disque basilaire à l'aide duquel la plante s'attache solidement au bloc de pierre, et près duquel elle est tenue par des racines adventives. L'axe principal achève son développement par la formation d'un épi serré de fleurs. A l'aisselle des feuilles en rosette les plus haut placées se trouvent des pousses d'enrichissement, qui portent également des épis terminaux. Le sommet du bourgeon principal et de même celui des pousses latérales restent rudimentaires et ne forment pas de fleur terminale, de telle sorte que l'épi demeure indéfini. L'inflorescence totale de l'*Hydrostachys* représente une synflorescence polytèle au sens de TROLL (1964). Les fleurs sont complètement nues et enveloppées seulement de leur bractée; elles possèdent une seule étamine extrorse avec d'autre part un pistil à deux carpelles à longs stylodes papilleux, qui indiquent l'anémogamie (fig. 2).

Au cours de nos recherches de morphologie florale, qui ont permis de contrôler les caractères mis en avant dans la bibliographie, certaines données essentielles au sujet de l'embryologie ont dû être fortement corrigées. Celles-ci concernent particulièrement deux caractères impor-

1. Les espèces suivantes ont été étudiées : *H. distichophylla* A. Juss., *H. goudotiana* Tul., *H. Hildebrandtii* Engl., *H. imbricata* A. Juss., *H. longifida* H. Perr., *H. longipoda* H. Perr., *H. stolonifera* Bak. et *H. verruculosa* A. Juss., récoltées à Madagascar en 1959, 1961 et 1963 par le premier nommé des auteurs (Prof. Dr W. RAUH). Les voyages d'étude ont pu être effectués grâce à l'aide de l'Académie des Sciences de Heidelberg.

tants pour la systématique, à savoir l'albumen et le suspenseur haustorial.

a) LE DÉVELOPPEMENT DE L'ALBUMEN. — Dans l'unique travail de recherche embryologique qui ait été effectué jusqu'à présent sur le genre *Hydrostachys*, PALM (1915) a trouvé chez deux espèces un albumen cellulaire, qui se développe suivant le type *Anona* (SCHNARF, 1929). En opposition avec ce résultat, nos recherches ont mis en lumière que ce n'est pas l'albumen total cellulaire *ab initio*, qui produit par divisions transversales une série de cellules situées les unes au-dessus des autres, comme la chose est caractéristique dans le type *Annona*, mais seulement

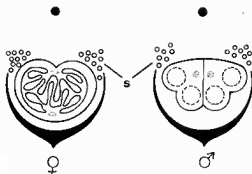


Fig. 2. — Diagramme d'une fleur ♀ et d'une fleur ♂ d'*Hydrostachys stolonifera* : s, touffe de poils sétiformes.

la partie centrale. Le développement de l'albumen se déroule dans le genre *Hydrostachys* de la façon suivante : la première division du noyau primaire de l'albumen s'accompagne d'une division transversale du sac embryonnaire (fig. 3, III). Dans la cellule-fille chalazienne, on n'observe à la suite aucune division ultérieure de noyau et de cellule, mais celle-ci se transforme en une cellule basale hémisphérique (fig. 3, I-VI). Dans la cellule-fille micropylaire au contraire se produit en premier lieu une nouvelle division transversale (fig. 3, III). De la cellule micropylaire secondaire naît un albumen nourricier micropylaire agressif, à plusieurs noyaux ; il ne s'y produit pas de divisions cellulaires (fig. 3, I, IV-VI). La cellule centrale au contraire produit l'albumen proprement dit (fig. 3, V-VI) par des divisions ultérieures, transversales et plus tard longitudinales. Le développement de l'albumen s'accomplit par conséquent d'après le type *Stachys* (SCHNARF, 1917). Une partie des divisions terminales avaient échappé à PALM (cellules basales) ; pour les autres, il ne les considérait pas comme une formation provenant de l'albumen (haustorium), mais comme une formation du suspenseur.

b) FORMATION DU SUSPENSEUR HAUSTORIAL. — Il résulte de ce qui vient d'être dit que l'indication d'un suspenseur haustorial chez le genre *Hydrostachys* repose sur une erreur d'observation. L'embryon se déve-

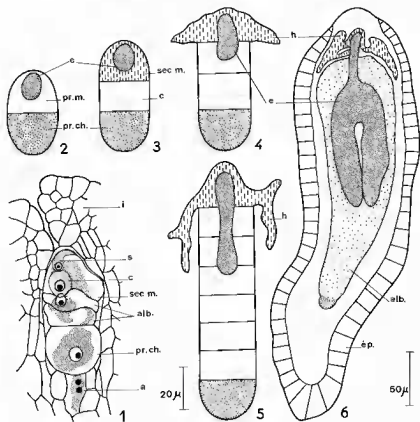


Fig. 3. — Développement de l'albumen chez *Hydrostachys goudotiana* : 1, coupe longitudinale dans le sac embryonnaire fécondé; 2-5 : représentation schématique du développement de l'albumen; 6, coupe longitudinale demi-schématique dans la jeune graine [a, antipodes; s, une synergide; cy, zygote; i, tégument; e, embryon; pr. m. cellules micropylaires primaires; pr. ch., cellules chalcidiennes primaires (pointillé); sec. m., cellules micropylaires secondaires (traits) se transformant en haustorium h; c, cellule centrale qui donne l'albumen proprement dit, alb., ép., épiderme du testa].

loppe selon la variante *Capsella* du type Onagracée, et sa cellule basale suspenseur accrue seulement de façon modérée se situe toujours à l'intérieur de l'haustorium-albumen micropylaire (fig. 3, VI).

CONSÉQUENCES SUR LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES HYDROSTACHYACÉES

L'absence de tout suspenseur haustorial chez les *Hydrostachys* rend caduc l'argument le plus important pour l'acceptation de relations de parenté des Hydrostachyacées, non seulement avec les Podostémacées,

mais aussi avec les Crassulacées. En effet, à ces dernières manquent des caractères typiques du genre *Hydrostachys*, comme l'haustorium-albumen, et la suite des divisions au cours de la formation de l'albumen. Les Podostémacées sont par contre dépourvues d'albumen en général; mais elles possèdent un suspenseur haustorial. Une comparaison des caractères floraux et embryologiques des Hydrostachyacées avec ceux des Podostémacées montre que leurs caractères communs sont en petit nombre, qu'ils sont, de plus, largement distribués et par suite peu importants au point de vue systématique : il faut ajouter à ceux cités plus haut la porogamie, l'embryon articulé pauvre en matières de réserve, l'assise nourricière sécrétrice et le pollen mûr à deux cellules.

Par contre, sont de loin plus importants, aussi bien en qualité qu'en quantité, les caractères ci-dessous, qui présentent des différences fondamentales dans les deux familles :

Hydrostachyacées	Podostémacées
CARACTÈRES EMBRYOLOGIQUES	
<p>Ovules unitegminés. Chalaze longue. Nucelle court. Pas de faux sac embryonnaire.</p> <p>Sac embryonnaire à 8 noyaux se développant suivant le type <i>Polygonum</i>.</p> <p>Albumen cellulaire formé dès le début, se développant suivant le type <i>Stachys</i>. Haustorium-albumen micropylaire. Développement de l'embryon suivant le type Onagracées.</p> <p>Pas d'haustorium-suspenseur. Division simultanée des cellules-mères du pollen. Pollen en tétrades.</p> <p>Pollen atrème (aporé) à aires de leptome.</p>	<p>Ovules bitegminés. Chalaze courte. Nucelle long. Apparition d'une transformation après coup de la partie du nucelle située entre le sac embryonnaire et la chalaze, désignée sous le nom de « faux sac embryonnaire ».</p> <p>Sac embryonnaire à 4 noyaux, bisporique, se développant suivant une forme réduite du type <i>Allium</i> (type <i>Dicraea</i> ou type <i>Podostemum</i>).</p> <p>Pas d'albumen.</p> <p>Développement de l'embryon suivant le type Solanacées (?) et le type Caryophyllées. Haustorium-suspenseur présent. Division échelonnée des cellules-mères du pollen. Pollen en grains simples ou en diades. Pollen tri-colpé, tri-colporofide, oligopore ou atrème.</p>

Hydrostachyacées	Podostémacées
CARACTÈRES TIRÉS DE LA MORPHOLOGIE DE LA FLEUR ET DE L'INFLORESCENCE	
Pistil paracarpique avec styloides anacrostyles et demi-cloisons au sommet, septums apicaux. Pas de spatheles. Synflorescence polytèle.	Pistil syncarpique, en partie lysicarpique. Spatheles présentes (involucre de bractées comme protection du bourgeon) (exception : Tristichoidae). Synflorescence monotèle.

Ces différences entre les deux familles sont des « spécialisations », qui sont manifestement le résultat de deux tendances de développement tournées dans des directions différentes. Elles indiquent donc, que les analogies mentionnées plus haut représentent seulement des convergences entre des cercles de parenté entièrement séparés et qu'elles sont positivement la conséquence d'une évolution vers une similitude de caractères déterminée par l'habitat commun dans les mêmes conditions de vie très spéciales. *En conséquence, une parenté étroite des Hydrostachyacées avec les Podostémacées est sûrement inadmissible. En même temps, et pour les mêmes raisons, la position des Hydrostachyacées parmi les Rosales devient parfaitement douteuse, puisque les rapports avec les Saxifragacées et les Crasulacées ne sont pas assez justifiés. De même, les relations systématiques avec les familles proposées dans la bibliographie sont aussi peu démontrées.*

Il était donc nécessaire de rechercher dans d'autres cercles de parenté des affinités typiques avec le genre *Hydrostachys*.

Un des résultats de nos recherches se révèle particulièrement instructif en ce qui concerne la position systématique des Hydrostachyacées : c'est l'explication du développement de l'albumen, qui se déroule suivant un type caractéristique chez de nombreuses Tubiflores, en particulier chez les *Solanineae* et les *Plantaginaceae* et qui n'est rencontré que chez elles parmi les *Dicolytédones*. Celui-ci constitue un mode de formation spécifique et par suite un caractère d'organisation de valeur systématique. Le type *Stachys* qui se présente chez le genre *Hydrostachys* (un des trois types principaux de développement de l'albumen qui correspondent en principe aux Tubiflores) est fréquent chez les Scrofulariacées, les Sélaginacées, les Bignoniacées, les Acanthacées, les Gesnériacées, les Orobanchacées, les Lentibulariacées, les Lamiacées et les Verbénacées.

Entre les deux ensembles systématiques se trouvent encore d'autres points communs : les ovules sont construits sur le type dit « sympétale »

(ténuinnucellé, unitegminé), qui représente une forme réduite se rencontrant surtout dans les cercles de parenté dérivés. Sans aucun doute, ce type est obligatoire pour les Tubiflores, et peut dès lors être considéré ici comme un caractère d'organisation utilisable en systématique.

Le genre *Hydrostachys* concorde en outre avec les familles désignées ci-dessus dans le développement du sac embryonnaire (type *Polygonum*) et de l'embryon (type *Onagracées*), de même que dans l'embryologie de la partie mâle (*lapetum* sécréteur, division simultanée des cellules-mères du pollen, et grain de pollen mûr bicellulaire). Bien significatifs sont l'analogie avec les *Solanineae* dans la structure du pistil bicarpellé pluri-séminé, mais surtout le développement de septums apicaux (HARTL, 1962), qui représente, comme on le sait, un cas particulier de la conformation « anacrostyle » du pistil. Cette particularité est presque exclusivement limitée aux Scrofulariacées, Sélaginacées, Buddleyacées, Solanacées, Convolvulacées, Verbénacées et Borraginacées. En outre les Hydrostachyacées possèdent, comme de nombreuses *Solanineae* en dehors du cercle de parenté étroit des Scrofulariacées, une « synflorescence polytèle ». Même le pollen en tétrade, typique pour les *Hydrostachys*, se rencontre chez quelques Solanacées, Bignoniacées et Pédaliacées.

Les Hydrostachyacées ont ainsi en commun avec de nombreuses familles de Tubiflores deux particularités de structure tout à fait spécifiques : l'albumen et le septum apical. De plus, elles concordent avec elles dans une série de caractères embryologiques et possèdent, comme plusieurs d'entre elles, des synflorescences polytèles.

Il est donc permis d'affirmer avec assez de sûreté qu'une telle abondance de caractères spécifiques de Tubiflores chez le genre *Hydrostachys* ne constitue pas une convergence, mais, bien au contraire, indique des relations d'étroite parenté. Il est donc proposé soit de ranger les *Hydrostachyacées* parmi les Tubiflores, au voisinage des Scrofulariacées, soit de les en rapprocher comme série propre des Hydrostachyales.

Le rangement d'un genre apochlamydé dans un cercle de parenté sympétale semble au premier abord inhabituel, mais a été déjà réalisé aussi dans d'autres cas (par exemple pour les Callitrichacées). En égard à l'ensemble des caractères floraux et embryologiques, le genre *Hydrostachys* se montre cependant essentiellement, tout à fait comme les Tubiflores, un groupe fortement dérivé, se distinguant en vérité par l'hétérobathmie (TAKHTAJAN, 1959). Beaucoup de caractères, par lesquels le genre *Hydrostachys* diffère des Tubiflores, représentent des phénomènes d'adaptation à la vie aquatique, et en particulier le diagramme floral est caractérisé par les réductions et la spécialisation régressive (voir TAKHTAJAN, 1959). Les Hydrostachyacées correspondent ainsi à un stade de développement surévolué, qui se trouve représenté par ses formes réduites et « dégradées », et s'interprètent comme des rameaux latéraux de leur cercle de parenté. Selon la terminologie de GROSSHEIM (1945), les Hydrostachyacées, comme par exemple aussi les Podostémacées et les Callitrichacées déjà mentionnées, sont à attribuer aux « Opisthanthophytes ».

Pour ce qui concerne le compte rendu plus complet des recherches

morphologiques et embryologiques sur cette question, aussi bien que pour une discussion générale des problèmes systématiques, on est prié de se reporter aux travaux détaillés de JÄGER-ZÜRN (1965) et RAUH et JÄGER-ZÜRN (1966).

BIBLIOGRAPHIE

- ENGLER, A. — (1930) : *Podostemonaceae* in ENGLER und PRANTL, Die Natürlichen Pflanzenfamilien **18 a** : 3-68.
- GROSSHEIM, A. A. — (1945) : Zur Frage nach der graphischen Darstellung des Systems der Blütenpflanzen. Sov. bot. (Leningrad) **13**, 3 : 3-27 (russ.).
- HARTL, D. — (1962) : Die morphologische Natur und Verbreitung des Apikalseptums. Analyse einer bisher unbekanntem Gestaltungsmöglichkeit des Gynaceum. Beitr. Biol. Pfl. **37** : 241-330.
- JÄGER-ZÜRN, I. — (1965) : Zur Frage der systematischen Stellung der *Hydrostachyaceae* auf Grund ihrer Embryologie, Blüten- und Infloreszenzmorphologie. Vorläufige Mitteilung. Österr. Bot. Z. **112** : 621-639.
- MAURITZON, J. — (1933) : Über die systematische Stellung der Familien *Hydrostachyaceae* und *Podostemonaceae*. Bot. Not. 1933 : 172-180.
- (1939) : Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Lunds Univ. Arsskr., N. F., Avd. 2, **35**, n^o 15.
- PALM, B. — (1915) : Studien über die Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H. — (1952) : *Hydrostachyacées*. Flore de Madagascar et des Comores, Paris.
- RAUH, W. u. JÄGER-ZÜRN, I. — (1966) : Zur Kenntnis der *Hydrostachyaceae* I. Teil. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an Hydrostachyaceen unter besonderer Berücksichtigung ihrer systematischen Stellung. Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-nat.-wiss. Kl., 1. Abh.
- SCHNAPF, K. — (1917) : Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiäten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat.-wiss. Kl. **94** : 211-274.
- (1929) : Embryologie der Angiospermen. Handbuch d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil, Berlin.
- (1931) : Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
- (1933) : Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Biologia generalis **9** : 271-288.
- TAKHTAJAN, A. — (1959) : Die Evolution der Angiospermen. Jena.
- TROLLE, W. — (1964) : Die Infloreszenzen, 1. Bd., Stuttgart.
- WARNING, E. — (1888) : Familien Podostémaceae. III. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift., 6 R. **4** : 443-514.
- (1891) : Note sur le genre *Hydrostachys*. Bull. Acad. Roy. Dan. Sci. et Lettr. Copenhagen, Oversigt : 37-43.